

ECOLOGÍA

Mutualismos entre plantas y animales en las islas

Las características singulares del medio insular propician unas interacciones entre especies distintas a las del continente y más frágiles ante las amenazas del cambio global

Anna Traveset y Manuel Nogales

EN SÍNTESIS

En las islas se establecen unas interacciones peculiares entre las plantas y los animales que las polinizan y dispersan, las cuales constituyen un elemento más de la biodiversidad insular.

Muchas de esas asociaciones sufren en la actualidad la amenaza de los distintos motores de cambio global, especialmente el de las especies invasoras.

El conocimiento en profundidad de los mutualismos insulares resulta fundamental en la prevención de perturbaciones en el futuro, así como en la elaboración de proyectos de restauración.



Anna Traveset es profesora de investigación del Instituto Mediterráneo de Estudios Avanzados, un centro mixto del CSIC y la Universidad de las Islas Baleares, en Mallorca. **Manuel Nogales** es investigador científico del Instituto de Productos Naturales y Agrobiología, del CSIC, en Tenerife. Ambos estudian los procesos mutualistas en ambientes insulares, así como los aspectos relacionados con su conservación. Su labor se centra en las Baleares y Canarias, aunque también se extiende al resto de las islas macaronésicas y Galápagos.



LAS ISLAS SIEMPRE HAN FASCINADO A LOS NATURALISTAS, ADEMÁS DE A MUCHOS VIAJEROS deseosos por descubrir paisajes espectaculares en los que se mezclan tierra y mar. ¿Por qué esa fascinación? Una de las razones es que, debido a sus circunstancias particulares (origen, aislamiento, historia, orografía, biota), constituyen «laboratorios naturales» en los que pueden constatar, quizá con mayor facilidad que en el continente, distintos procesos evolutivos. De ahí que, desde las primeras expediciones naturalistas del siglo XVIII, las islas hayan atraído a biogeógrafos, biólogos evolutivos y ecólogos. No es por casualidad que Darwin se inspirara en las Galápagos al desarrollar su teoría de la selección natural, ni tampoco que su compatriota Wallace, considerado padre de la biogeografía (disciplina que estudia la distribución de los seres vivos sobre la Tierra), lo hiciese paralelamente en el archipiélago malayo.

La investigación insular ha promovido la aparición de numerosos conceptos teóricos centrales en distintas disciplinas científicas, como la vulcanología, la biogeografía, la evolución o la ecología. En esta última, muchas de las ideas desarrolladas con respecto a islas «reales» (porciones de tierra rodeadas de agua) son perfectamente aplicables al estudio de las «islas-hábitat» continentales (cimas de montañas, fragmentos de bosque, lagos), y gran parte de los hallazgos obtenidos en las islas pueden aprovecharse para formular hipótesis sobre procesos biológicos generales.

Aquí nos limitaremos a las islas «reales», cuyo número total aún se desconoce, aunque se acerca al millón si consideramos también aquellas que se encuentran en lagos. Solo en Indonesia existen más de 17.000, casi la mitad de las cuales carecen de nombre, y más de 6000 ni siquiera están habitadas. Las islas constituyen un 5 por ciento de la tierra emergida en el planeta. Además, en ellas vive un 10 por ciento de la población humana (600 millones de personas) y se localiza un cuarto de los estados soberanos del mundo.

Las islas, en particular las oceánicas (las que nunca han estado en contacto con masas continentales), albergan también gran parte de la biodiversidad del planeta y muchas de ellas son consideradas puntos calientes (*hot spots*) de biodiversidad, con una elevada cantidad de endemismos, es decir, especies que solo se hallan allí. Las interacciones que se establecen entre las especies constituyen un componente más de esta biodiversidad. Debido a sus características intrínsecas, los ecosistemas insulares presentan interacciones peculiares, sobre todo relaciones entre plantas y animales que no se hallan en otros lugares y cuyo origen quizá se remonte a varios millones de años. Se trata a menudo de interacciones mutualistas, en las que dos especies (o más) se benefician mutuamente, como las que existen entre las plantas y sus polinizadores o sus dispersores de semillas.

Por desgracia, gran parte de esa diversidad y de las interacciones entre especies se hallan amenazadas por los distintos mo-



AVES POLINIZADORAS. Las plantas insulares a menudo establecen interacciones con vertebrados oportunistas que necesitan complementar su dieta debido a la relativa escasez de recursos que hallan en las islas. De este modo, aves que en el continente son típicamente insectívoras o granívoras, como los pinzones, en las islas consumen también néctar y polen, con lo que actúan como polinizadores. En la imagen, un pinzón de Galápagos (*Geospiza fortis*) poliniza las flores de varias especies de chumbera (*Opuntia*) endémicas de estas islas.

CABO FORMENTOR. MALLORCA/THINKSTOCK/angiji (páginas anteriores); RUBEN HELENO (pinzón)

tores de cambio global, en especial la introducción de especies exóticas invasoras, que van desplazando progresivamente a las nativas y alteran sus relaciones mutualistas. Se estima que el 80 por ciento de las extinciones conocidas desde tiempos históricos (aproximadamente desde el año 1600 d.C.) hasta la actualidad corresponden a especies insulares.

El conocimiento en profundidad de los mutualismos insulares resulta fundamental a la hora de prever y evitar perturbaciones en el futuro, y puede ayudar a elaborar planes de conservación y restauración de los ecosistemas de estas regiones.

ESPECIES COLONIZADORAS

Una de las características destacables de la biota de las islas es su disarmonía, es decir, su diferente proporción de taxones en comparación con el continente más cercano. Ello se debe, básicamente, a las diferencias que existen entre especies en cuanto a su capacidad de dispersión, esto es, a la posibilidad que tienen de desplazarse hasta las islas. Además, las tasas de especiación son distintas en uno u otro medio. Así, ciertos grupos taxonómicos, como los anfibios, los mamíferos terrestres no voladores, algunas aves (como los tucanes o los pájaros carpinteros) o varios grupos de invertebrados (como los himenópteros) se hallan ausentes o bien son muy raros en muchas islas oceánicas. Este hecho ha condicionado sobremanera el tipo de interacciones entre plantas y animales que han podido evolucionar en ellas.

Las plantas superiores y los reptiles son los grupos taxonómicos mejor estudiados en los ecosistemas insulares. Estos incluyen más de 35.000 especies de plantas superiores, lo que supone más del 13 por ciento de todas las descritas en el mundo. La proporción de las que son endémicas suele ser muy alta. Destacan archipiélagos como Hawái (con un 90 por ciento de plantas endémicas), Nueva Zelanda (82 por ciento) o Nueva Caledonia (80 por ciento).

Entre los reptiles se cuentan también numerosas especies exclusivas de una única isla, como el 60 por ciento de los reptiles terrestres de la isla de Mona o el mismo porcentaje de eslizones en las islas del Pacífico tropical. Incluso es posible hallar géneros endémicos enteros, como es el caso de *Gallotia*, lagartos que solo medran en las Canarias, o el de *Cyclura*, iguanas de roca de las Antillas Mayores. Otros grupos taxonómicos presentan también un alto grado de endemidad, como las aves de las islas del Pacífico tropical (con cerca de un 66 por ciento de representantes) o los insectos de Canarias, las islas del Pacífico tropical o Hawái.

Aparte de esas peculiaridades con respecto a la diversidad de especies, existen las relacionadas con su abundancia. En las islas hay una sobrerrepresentación de reptiles como consecuencia de la escasez de competidores y depredadores. Las particularidades en la composición y abundancia de la fauna y flora insulares tienen implicaciones directas en el tipo e intensidad de los mutualismos entre plantas y animales.

La disarmonía en la composición de la biota constituye una clara indicación de la existencia de un filtro para las especies que disponen de sistemas adecuados de dispersión a larga distancia. Los principales mecanismos que utilizan las plantas para colonizar islas remotas son la anemocoria (dispersión de semillas con el viento), la exo y la endozoocoria (a través de animales, por vía externa e interna, respectivamente) y la talasocoria (mediante flotación en el mar).

En el caso de los animales, la migración puede ser aérea o marina, y tanto de manera activa (organismos con capacidad de realizar vuelos largos o de desplazarse por el agua) como pasiva (transportados por huracanes o ciclones, o bien mediante

balsas flotantes, como troncos de árboles). Obviamente, la separación entre el continente y la isla, la intensidad y frecuencia de los diversos fenómenos meteorológicos y las características intrínsecas de cada organismo van a condicionar quién llegará y quién no. A menudo deben salvar enormes distancias: varios análisis realizados en las islas Hawái, alejadas 3650 kilómetros del continente americano, demuestran que lo han logrado grupos taxonómicos dispares, aunque con distinto éxito.

Las aves constituyen el principal vector de propagación de las plantas hacia las islas, por lo que determinan en gran medida la composición de las comunidades vegetales que se establecen en ellas. De este modo, cerca del 90 por ciento de las especies de angiospermas del archipiélago de Juan Fernández han llegado mediante ornitocoria, esto es, a través de aves. La dispersión protagonizada por murciélagos y aves ha sido también la responsable del establecimiento de cerca del 30 por ciento de las angiospermas en la isla Krakatoa (Indonesia). En Nueva Zelanda, un 70 por ciento de las plantas leñosas produce frutos carnosos y, a su vez, un 70 por ciento de las aves forestales nativas son frugívoras (consumen frutos).

POLINIZADORES INSULARES

Existen importantes diferencias entre islas y continentes en la diversidad de polinizadores y en la frecuencia de sus visitas a las flores. La gran disarmonía en la biota insular se refleja bien en la fauna de polinizadores. Abundan los insectos de pequeño tamaño (moscas, escarabajos, avispas o mariposas nocturnas), posiblemente porque su llegada al nuevo medio ha sido facilitada por los vientos fuertes. Por el contrario, los insectos con probóscide larga, especialmente las abejas, están pobremente representados.

La abeja de la miel (*Apis mellifera*), polinizador muy común e importante en el continente, está ausente en la mayoría de las islas oceánicas debido, supuestamente, a su limitada capacidad dispersiva. Pero en las numerosas islas donde ha sido introducida para el aprovechamiento de la miel, sus colonias (que pueden constar de unos 70.000 individuos) pueden tener efectos catastróficos sobre la ya depauperada fauna de polinizadores insulares. Unas cuantas colmenas pueden superar en número a la comunidad entera de polinizadores nativos de una pequeña isla. Para muchas de las plantas que visita, la abeja de la miel compite por los recursos con los polinizadores autóctonos (incluso con aves), aunque puede no ser tan efectiva como estos.

En las islas es frecuente observar vertebrados que ejercen una función relevante como polinizadores. Dentro del grupo de las aves destacan nectarívoros clásicos, como colibríes, suimangas y aves melífagas, pero también se alimentan de néctar algunas especies oportunistas que en el continente consumen exclusivamente insectos u otros alimentos, como frutos o semillas. Así lo hemos demostrado en un estudio sobre los pinzones de Galápagos. Al visitar las flores, estas aves transfieren el polen de una planta a otra, un mecanismo que resulta relevante en aquellas especies que sufren escasas visitas de insectos.

Los reptiles, como lagartos, lagartijas y gecos, son también polinizadores habituales en numerosos archipiélagos del mundo. En ocasiones incluso polinizan con mayor eficacia que los insectos, según hemos observado en la planta *Euphorbia dendroides* en Baleares.

Por último, existen murciélagos nectarívoros (como *Pteropus*) estrictamente oceánicos. Se hallan en abundancia en algunas islas del Pacífico, donde desempeñan un importante papel: en Samoa, el 30 por ciento de los árboles depende total o parcialmente de estos animales para su polinización o dispersión. Algu-

nos de estos murciélagos poseen incluso caracteres adaptados al consumo de néctar, como cambios en la morfología de la lengua o en la talla corporal.

La mayoría de las interacciones de polinización no son específicas, esto es, la relación entre dos organismos no se establece de modo exclusivo. A ello contribuye la abundancia de plantas y polinizadores supergeneralistas, los cuales interactúan con un gran número de especies. Este alto grado de generalización se debe principalmente a la pobreza de especies en las comunidades insulares.

Los organismos supergeneralistas suelen facilitar el asilvestramiento de otros introducidos de modo más reciente en la comunidad y que pueden convertirse más tarde en invasores. Así lo hemos verificado en estudios llevados a cabo en Baleares, Canarias y Galápagos.

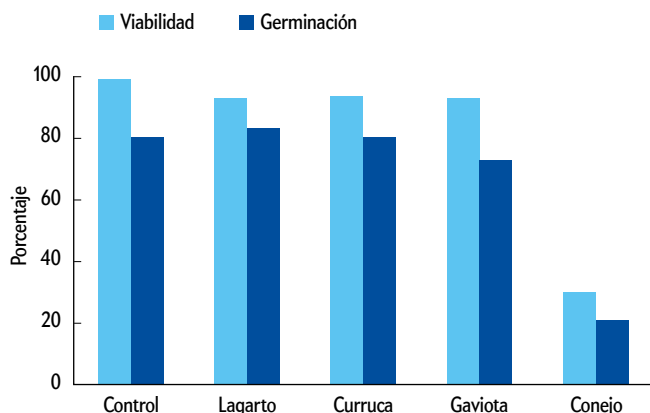
La abeja de la miel, los abejorros y las abejas carpinteras son notables polinizadores supergeneralistas, además de varios escarabajos e incluso hormigas; algunos vertebrados, como los gecos de isla Mauricio (*Phelsuma*), polinizan asimismo un gran número de plantas. En la mayoría de las comunidades suele destacar

PROPAGACIÓN DE SEMILLAS

Dispersores nativos más eficaces

La reproducción de numerosas plantas en las islas depende a menudo de lagartos y aves, muy abundantes en ellas. Los animales se alimentan de los frutos de las plantas y ejercen de dispersores al propagar las semillas a través de sus excrementos.

Un ejemplo característico lo ofrece el tasaigo (*Rubia fruticosa*), una planta endémica de las islas macaronésicas cuyos frutos son consumidos por varios animales. Entre ellos se encuentran especies nativas como el lagarto endémico de Canarias (*Gallotia galloti*, a) y la curruca capirotada (*Sylvia atricapilla*, b), y también especies introducidas por los humanos, como el conejo. Sin embargo, no todos tienen el mismo efecto sobre *R. fruticosa*. Tal y como se muestra en la gráfica, las especies nativas son dispersores más eficaces, puesto que apenas alteran la viabilidad y la capacidad de germinación de las semillas de esta planta.



Efecto de la digestión

El procesamiento digestivo de los dispersores nativos (lagarto, curruca y gaviota) apenas altera la viabilidad (proporción de embriones vivos) y la capacidad de germinación (proporción de semillas germinadas) de la planta *Rubia fruticosa*, si se compara con las de semillas no consumidas por ningún animal (grupo de control). En cambio, el consumo de estas por el conejo sí las afecta negativamente.

FUENTE: «EFFECT OF NATIVE AND ALIEN VERTEBRATE FRUGIVORES ON SEED VIABILITY AND GERMINATION PATTERNS OF *RUBIA FRUTICOSA* (RUBIACEAE) IN THE EASTERN CANARY ISLANDS»; POR M. NOGALES ET AL. EN *FUNCTIONAL ECOLOGY*, N.º 19, PÁGS. 429-436, 2005 (gráfica)

también alguna especie vegetal cuyo polen es diseminado por múltiples animales; por ejemplo, en una comunidad semidesértica costera de Canarias, *Aeonium holochrysum* (Crassulaceae) es visitada por un 80 por ciento de los polinizadores presentes.

DISPERSORES DE SEMILLAS

Como sucede con los polinizadores, las islas poseen un conjunto depauperado de dispersores. La gran mayoría de ellos son vertebrados, básicamente aves (sobre todo paseriformes, pero también otras de mayor tamaño, como gaviotas o cuervos) y reptiles (lagartos, iguanas y tortugas). Algunas plantas incluso dependen exclusivamente de los reptiles para la dispersión de sus semillas, como *Daphne rodriguezii*, en la isla de Menorca. Este hecho contrasta con lo que se observa en el continente, donde los principales dispersores son aves y mamíferos. En algunas islas continentales o de origen mixto (continentales pero con volcanismo activo en algún momento de su formación), los mamíferos, especialmente los murciélagos de gran talla (Macroquirópteros), ejercen también una notable función dispersora, tal como se ha visto en la región del Caribe o en Indonesia.

Un factor que facilita la adaptación de los vertebrados que colonizan las islas es la gran posibilidad que tienen de ampliar su nicho trófico cuando llegan al nuevo medio. Así, animales que en el continente eran olípagos (con un escaso repertorio trófico) se vuelven polípagos en las islas, ya que aquí suelen hallar recursos tróficos alternativos escasamente explotados. Otro gran cambio evolutivo que experimentan algunos animales es el aumento de talla, lo que les facilita el acceso a ciertas fuentes de alimento. Este fenómeno es característico de especies vegetarianas (como lagartos o iguanas), las cuales dispersan una gran cantidad de semillas.

No todos los animales poseen la misma eficacia a la hora de diseminar las semillas. El éxito suele depender de la frecuencia con la que consumen los frutos, de la viabilidad de las semillas después de atravesar su tracto digestivo y de la probabilidad de que las depositen en sitios apropiados para su germinación y establecimiento.

Los animales poseen distintos rasgos que influyen en el éxito de la dispersión. Destacan las características ecomorfológicas, como la presencia o ausencia de dientes, la regurgitación o defecación de las semillas, la longitud del tubo digestivo (que determina el tiempo de retención de las simientes); o las fisiológicas, como la composición química de sus jugos gástricos; y, por último, de comportamiento, como el uso del hábitat, que condiciona en gran medida la distribución espacial de las semillas. En los sistemas insulares, son bastante comunes las plantas en las que interviene más de un grupo de dispersores, como aves y reptiles, y nuestros estudios han demostrado diferencias destacables en la efectividad de cada gremio de dispersores.

ESCAZEZ DE ANIMALES MUTUALISTAS

Una vez llegada a una isla, una especie ha de ser capaz de establecerse, a veces a partir de uno o pocos individuos. Dado que llega sin la compañía de sus mutualistas continentales, aquellos organismos que puedan reproducirse de forma independiente (por autofecundación o clonación) tienen más probabilidad de asentarse que los que no poseen tal capacidad. Este fenómeno se conoce como ley de Baker y se ha confirmado en numerosas especies. En los archipiélagos de Juan Fernández y Galápagos, por ejemplo, más del 85 por ciento de las angiospermas analizadas son autocompatibles (pueden reproducirse mediante autofecundación). Además, al comparar taxones que cohabitan

en islas y continentes, se ha constatado también la pérdida de adaptaciones florales promotoras de una reproducción cruzada y la adquisición de atributos que las hacen menos dependientes (o totalmente independientes) de animales para su polinización y dispersión.

A pesar de que en las floras insulares abundan los taxones autógamos (que presentan autofecundación), también resultan frecuentes los mecanismos que promueven la transferencia de polen entre individuos. Ejemplo de ello son la dicogamia y la hercogamia (separación temporal y física, respectivamente, de la función masculina y femenina). La evolución de tales estrategias probablemente se explica porque la selección natural intenta evitar la homocigosidad (presencia del mismo alelo en los dos locus de un gen); de este modo, se favorece también la diversificación de los taxones. Otros mecanismos que contribuyen al cruzamiento entre individuos son la anemofilia (polinización mediada por el viento), la dioecia (separación de sexos en distintos individuos de la misma especie) y sus variantes. De hecho, existe una creciente evidencia sobre la incidencia de ambofilia (polinización mediada por viento y por insectos simultáneamente); entre las plantas ambófilas estudiadas por nuestro equipo se incluyen *Buxus balearica* (Buxaceae), *Thymelaea velutina* (Thymelaeaceae), *Rhamnus ludovici-salvatoris* y *R. alaternus* (Rhamnaceae).

Cabría esperar también que las plantas insulares generalistas fueran más exitosas que las muy especializadas, aunque todavía disponemos de escasos datos para corroborar esta hipótesis. El estudio de las características de las floras insulares nos lleva, de hecho, a plantear interesantes preguntas sobre si son el resultado del filtro de la selección natural a la que han estado sometidas durante su establecimiento o si, por el contrario, dichos caracteres han evolucionado de forma autónoma una vez establecidas las plantas bajo las condiciones ecológicas particulares de cada isla. Así, nos preguntamos: ¿se han instaurado básicamente los vegetales que ya eran generalistas en el continente, o bien se han vuelto generalistas, una vez instaurados, como respuesta a la pobre fauna de polinizadores?

INTERACCIONES PECULIARES

En las islas, las plantas establecen a menudo interacciones con vertebrados oportunistas que necesitan complementar su dieta debido a la relativa escasez de recursos en este entorno. Como consecuencia de la baja competencia interespecífica y de los reducidos niveles de depredación y parasitismo, estos animales tienden a ser muy abundantes, lo que a su vez da lugar a una elevada competencia intraespecífica y a una ampliación del nicho ecológico.

Algunas interacciones entre plantas y vertebrados solo han podido evolucionar en un ambiente libre de depredadores. Un caso ilustrativo lo hallamos en Nueva Zelanda, donde el murciélago no volador *Mystacina robusta*, al carecer de depredadores nativos (aunque en la actualidad está amenazado por ratas introducidas), actúa como polinizador de una planta endémica, *Dactyloctenium aegyptium* (Asteraceae).

En las islas también resultan habituales los animales que actúan como dispersores de semillas de plantas que ellos mismos han polinizado. Este fenómeno se conoce como mutualismo doble y se ha descrito en Nueva Zelanda, Mauricio, Nueva Caledonia, Canarias, Baleares y Galápagos. Los mutualistas dobles suelen ser aves, reptiles, murciélagos e incluso hormigas, y tienden a habitar ambientes con baja diversidad animal. Dado que la intervención de un mismo mutualista en dos procesos distintos



LA DIPLOZOOCORIA es un proceso complejo que consiste en la dispersión de una semilla en dos pasos, con la intervención de dos especies animales. En Canarias hemos estudiado este fenómeno en aves depredadoras que presentan distinta capacidad dispersiva, como el alcaudón meridional (*Lanius meridionalis*, a) y el cernícalo vulgar (*Falco tinnunculus*, b). Uno y otro se alimentan de lagartos endémicos del género *Gallotia* que antes han consumido semillas.

podría perjudicar la supervivencia tanto de la planta como del animal, se postula que ello podría implicar una desestabilización para la comunidad. No obstante, se necesitan más estudios para corroborar dicha hipótesis.

Otro de los fenómenos que podemos hallar en las islas es la diplozoocoria, o dispersión de las semillas a través de dos agentes o más, entre ellos varias especies de vertebrados. Aunque se ha descrito en Galápagos y en Canarias, ha sido en este segundo archipiélago donde nuestro equipo lo ha investigado con mayor profundidad. Los lagartos del género *Gallotia* de estas islas son depredados por dos especies de aves, el alcaudón meridional y el cernícalo vulgar. Los lagartos ingieren una gran cantidad de frutos y semillas, y estas últimas permanecen en su tracto digestivo durante varios días e incluso semanas. De este modo, las aves depredadoras de los lagartos suelen realizar una dispersión secundaria de las semillas previamente ingeridas por ellos.

Hoy sabemos que más de 70 especies vegetales (entre ellas endémicas, nativas e introducidas) en el archipiélago canario son dispersadas por medio de este complejo mecanismo. No obstante, la diplozoocoria puede tener consecuencias distintas para una planta en función del depredador que intervenga. En el caso de que se halle implicado un alcaudón (que normalmente ingiere las presas enteras), las semillas se ven sometidas a un doble procesamiento en los tubos digestivos. Sin embargo, cuando el depredador es un cernícalo (que suele desecher tanto la cabeza como gran parte del tubo digestivo), la mayoría de las semillas sufre un único proceso digestivo. Además, ambas aves difieren en el uso del hábitat y la capacidad de desplazamiento en vuelo, lo que conlleva grandes diferencias ecológicas en los

eventos dispersivos. Para aquellas plantas cuyos frutos son consumidos únicamente por lagartos, la dispersión secundaria ejercida por las aves depredadoras de estos es la única vía de desplazarse a larga distancia, ya que estos reptiles tienden a ocupar territorios bastante reducidos (inferiores a 50 metros de radio en muchos casos). La diplozoocoria, de hecho, podría suponer un mecanismo para la colonización de islas por parte de algunas especies de plantas, y posiblemente resulte bastante frecuente en ellas.

MUTUALISMOS AMENAZADOS

Dadas sus características intrínsecas, los ecosistemas insulares muestran una notable fragilidad ante las perturbaciones. De hecho, una gran parte de la biodiversidad amenazada se halla en las islas, debido a la degradación del hábitat, la explotación de los recursos naturales, la introducción intencionada o accidental de especies alóctonas (exóticas) o el cambio climático. La extinción de una especie viene acompañada por la desaparición de sus interacciones. Aunque las alteraciones en la polinización y en la dispersión de semillas se describen cada vez con mayor frecuencia, no se conocen en profundidad las implicaciones de esos cambios para el mantenimiento de la biodiversidad, ni en los continentes ni en las islas.

Ejemplos icónicos de extinciones en islas son el dodo de isla Mauricio, unas quince especies de azucareros (aves de la familia Drepanididae), de Hawái, varias especies de pinzones de Galápagos o numerosos passeriformes en islas de todo el planeta. Algunas de estas especies desempeñaban un importante papel en sus respectivos ecosistemas, bien como polinizadores o como dispersores de semillas. Al desaparecer se han producido

Profundizar en el mutualismo insular mediante la teoría de redes

En las islas, la interacciones mutualistas relativas a la polinización y la dispersión de semillas presentan un elevado grado de generalización. Ello significa que los vínculos que se establecen entre plantas y animales suelen ser numerosos y tienden a implicar a varias especies, no solo a dos. A pesar de que este fenómeno se había descrito en la bibliografía desde hacía tiempo, solo hace algo más de una década se han podido caracterizar y analizar los patrones resultantes del mutualismo a escala de comunidad gracias a las nuevas herramientas aportadas por la teoría de redes complejas.

La teoría en cuestión comprende una serie de técnicas para el análisis de las propiedades topológicas y dinámicas de un conjunto de elementos que interaccionan entre sí. Según el paradigma de los sistemas complejos, la interacción da lugar a fenómenos emergentes que no podrían explicarse mediante el análisis de sus componentes por separado. Una aproximación de redes permite identificar las propiedades generales de las asociaciones de especies y conocer sus consecuencias ecológicas y evolutivas, además de evaluar el papel de cada organismo en la comunidad.

Las comunidades insulares tienden a exhibir un elevado nivel de conectancia (proporción de interacciones entre nodos, o especies, que ocurren respecto a todos los hipotéticamente posibles), la cual puede alcanzar hasta el 30 por ciento. No obstante, dentro de una isla puede registrarse una enorme variabilidad en función del hábitat estudiado. De este modo, la laurisilva canaria muestra una conectancia de solo un 9 por ciento debido a la alta especificidad de las interacciones de polinización. Por otro lado, la mayoría de las redes mutualistas insulares presenta una dominancia de interacciones asimétricas: las especies especialistas de uno de los conjuntos (animales o plantas) tienden a interactuar sobre todo con las generalistas del otro conjunto.

Del alto grado de generalización y asimetría emerge un patrón «encajado», de tal forma que las interacciones de las especies especialistas involucran especies que interactúan también con las generalistas. Esta característica proporciona parejas de interacción estables a los organismos especialistas. Sin embargo, implica también que la pérdida de una especie generalista podría resultar en un colapso de la red, con la extinción secundaria de especies en cadena.

Ello afectaría seriamente a la diversidad de la comunidad y a su funcionalidad, al reducir, por ejemplo, el éxito reproductivo de numerosas plantas.

Por otro lado, la simplicidad de las redes de dispersión insulares las hace más fácilmente restaurables que las continentales. No obstante, debido a la elevada proporción de endemismos en las islas, la pérdida de especies clave en ellas tiene seguramente efectos más graves que en el continente. Por consiguiente, en el ámbito de la restauración ecológica existe una presión creciente para que las especies introducidas se consideren como posibles reemplazantes de las nativas desaparecidas. En este sentido, conocer en detalle las redes de dispersión puede ser muy útil a la hora de elaborar planes de manejo y monitoreo de la efectividad de la restauración. Las redes proporcionan una herramienta valiosa para evaluar, más allá de la composición de especies, la funcionalidad del ecosistema y permiten identificar las especies clave en el mutualismo, las cuales deberían ser el foco de los esfuerzos de conservación y gestión. Además, sirven para predecir las consecuencias de la introducción de especies nuevas o de los programas de erradicación de las invasoras.



Redes mutualistas

En la imagen se representa la matriz de interacción entre distintas especies de frutos carnosos (*abcisas*) de un bosque de Tenerife y cinco especies de aves que dispersan sus semillas (*ordenadas*). Cada rectángulo negro indica la magnitud de la interacción: su tamaño es proporcional al número de visitas de cada especie de ave a la planta. Puede observarse el patrón encajado o anidado de la red, en el que las especies con pocas interacciones, o enlaces (especialistas), establecen conexiones con las que presentan muchos enlaces (generalistas), mientras que estas últimas interaccionan también entre sí.



INTERACCIONES EN PELIGRO: Algunos mutualismos entre plantas y animales pueden llegar a extinguirse y comprometer el futuro de las plantas en las islas. Así sucede cuando su reproducción está fuertemente vinculada a un dispersor que se halla en declive. Es el caso de estas semillas de *Cneorum tricoccon*, dispersadas por los lagartos endémicos de Baleares (*Podarcis*).

efectos en cascada, como los documentados con la extinción de ciertas aves en Nueva Zelanda sobre la densidad de algunas especies vegetales. En Hawái, la extinción de los azucareros ha trastocado los procesos de polinización en los que intervenían estas aves.

La desaparición de palomas y tórtolas (Columbiformes) en las islas Rodrigues, Mauricio, Reunión, Ogasawara o Marquesas ha conllevado la extinción o disminución de numerosas plantas endémicas con frutos y semillas voluminosas. Debido a la limitación en la anchura mandibular de los dispersores, los frutos de tamaño reducido son consumidos por una mayor diversidad de animales que los grandes. Así, en muchas islas, la ausencia de los dispersores de gran talla (dodó, moas, cuervos, lagartos grandes) ha colapsado la propagación de ciertas plantas o ha promovido la evolución de frutos (y semillas) de menores dimensiones para ampliar el conjunto de los dispersores.

De entre todos los motores de cambio que está experimentando nuestro planeta, las invasiones biológicas son las que tienen una mayor repercusión sobre la biodiversidad insular. Los casos más flagrantes los hallamos en Hawái, Mauricio, Galápagos, Azores, Nueva Zelanda o la Polinesia Francesa, por citar algunos ejemplos. La globalización de la economía mundial ha promovido el movimiento no solo de personas, sino también de «mercancías», entre las que se incluye una gran cohorte de especies exóticas, muchas de las cuales logran asentarse en los territorios insulares. Las nuevas especies pueden causar un impacto negativo en las nativas: tienden a perturbar la estructura y el funcionamiento de sus redes mutualistas y, a su vez, a disminuir el éxito biológico (*fitness*) de distintas especies animales y vegetales autóctonas. Así lo hemos comprobando al estudiar el efecto de dos plantas invasoras, la uña de gato (*Carpobrotus*) y las chumberas (*Opuntia*) en comunidades costeras de Baleares y Canarias, respectivamente. Ambas especies acaparan la

atención de los polinizadores, los cuales visitan menos a otras flores nativas, como el cuernecillo de mar (*Lotus cytisoides*) en las Baleares y *Schizogyne sericea* en las Canarias.

En cuanto a las invasiones de animales, aparte de los efectos negativos de la abeja de la miel o los abejorros sobre las abejas nativas, como ya hemos indicado, cabe mencionar las consecuencias de la introducción de herbívoros de distintas tallas en muchas islas del mundo. Es el caso de pequeños móridos (ratones y ratas), conejos o grandes artiodáctilos (cabras, ovejas, cerdos). Estos animales pueden alterar la capacidad reproductora de las plantas, bien de modo directo, debido a que consumen sus flores, o de modo indirecto, porque compiten con sus polinizadores y dispersores (sobre todo, vertebrados) y modifican su comportamiento. Los grandes herbívoros, en particular, como las cabras, las ovejas y los muflones, suelen producir daños cuantiosos en todo el ecosistema debido a que poseen altos requerimientos energéticos, lo que se traduce en la ingestión diaria de varios kilos de alimento por individuo y provoca un claro proceso de transformación y fragmentación del hábitat.

La introducción y posterior invasión de mamíferos carnívoros, como ginetas, martas, gatos asilvestrados o comadrejas, en numerosas islas, especialmente en el Mediterráneo, ha perturbado también la dispersión de semillas. Nuestro equipo ha dedicado notables esfuerzos a estudiar tal fenómeno en Baleares y Canarias. En ambos archipiélagos, la introducción de carnívoros ha promovido la extinción de dispersores nativos (en concreto, de lagartos), lo que ha provocado una regresión de varias plantas endémicas que dependían de ellos para su dispersión.

En algunos casos, los carnívoros ejercen como nuevos dispersores de las plantas (algunos mustélidos son altamente frugívoros) y reemplazan en parte a los nativos; sin embargo, en otros casos, las semillas pierden viabilidad al ser ingeridas por los nuevos animales.

En ciertas ocasiones, los animales invasores facilitan a su vez la dispersión de plantas que también lo son, con lo que se acelera de forma recíproca el proceso de invasión, un fenómeno denominado colapso por invasión (*invasional meltdown*). Existen numerosos ejemplos que ilustran este efecto. Uno de ellos son las chumberas, plantas originarias de Centroamérica que suelen ser diseminadas por diversos vertebrados (mayoritariamente mamíferos, incluidos los conejos) en varios ecosistemas de Europa y África, tanto insulares como continentales.

MEDIDAS DE CONSERVACIÓN Y RESTAURACIÓN

Uno de los campos emergentes, aunque polémicos, en biología de la conservación es el de la repoblación de un entorno con especies sustitutivas análogas a las extinguidas, una práctica conocida como renaturalización (*rewilding*). Algunos autores, como nuestro colega Dennis Hansen, de la Universidad de Zúrich, han propuesto hace poco que la repoblación de las islas resultaría más factible que la del continente, básicamente por dos razones: por un lado, las extinciones antropogénicas han sucedido en las islas en tiempo reciente, sobre todo en los últimos siglos, de modo que todavía no han conllevado transformaciones muy profundas en el medio; por otro, algunas de las especies insulares son de menor tamaño que las continentales, por lo que requieren un espacio más reducido para implementar los proyectos de repoblación. De hecho, debido a sus ecosistemas relativamente simples, las islas ofrecen oportunidades ideales para plantear preguntas que resultarían difíciles de responder en los ecosistemas más complejos de los continentes.

A pesar de que las extinciones en las islas son recientes, existe un gran desconocimiento sobre el papel ecológico y evolutivo que desempeñaban muchas de las especies desaparecidas. Con todo, cabe imaginar que algunas cumplían funciones importantes, como los herbívoros polinizadores o frugívoros. La filosofía que hay detrás de los proyectos de renaturalización es la de recuperar la funcionalidad del conjunto del ecosistema, más que preservar especies o interacciones concretas. Los organismos empleados como sustitutos corresponden a taxones emparentados con los extintos y se consideran esenciales para mantener la función de estos últimos.

Los proyectos actuales de repoblaciones insulares se centran mayoritariamente en las aves, aunque hace poco también se han introducido tortugas gigantes terrestres. Nueva Zelanda y las islas Mascareñas son archipiélagos pioneros que han implementado proyectos de renaturalización. En Madagascar, tal estrategia puede ser la única manera de recuperar algunas de las interacciones perdidas de los extintos pájaros elefante, lémures gigantes o tortugas gigantes. Numerosas islas del Pacífico, como Hawái o Galápagos, son candidatas ideales para aplicar este tipo de restauración y, de hecho, ya se han iniciado diversos proyectos en algunas de ellas.

La renaturalización no solo hace referencia a los animales, sino también a algunas plantas. Es conocido el caso de la palma endémica de la isla de Pascua, *Paschalococos disperta* (Arecaceae), una especie clave en el ecosistema de esa isla y que se extinguió presumiblemente debido a su sobreexplotación por los humanos. Hoy en día, existen proyectos para repoblar la isla con una palma casi idéntica que es nativa del continente chileno. Del mismo modo, en Hawái se están introduciendo varias especies vegetales que supuestamente cumplen igual función —o similar— que la desempeñada por otras ya desaparecidas.

En determinadas situaciones, se da la paradoja de tener que preservar y mantener especies invasoras para regenerar los há-

bitats nativos de las islas. Es el caso de *Zosterops japonica*, un pájaro introducido en Hawái que actualmente es el principal polinizador de una serie de plantas polinizadas antes por drepánidos, unas aves allí extintas. La especie exótica ejerce además como dispersora de las plantas autóctonas, por lo que resulta necesaria para regenerar los bosques de estas islas.

A la hora de plantear un proyecto de restauración en una isla es imprescindible tener en cuenta también la idiosincrasia cultural, política, económica y natural del lugar. Antes de llevarlo adelante, deben valorarse los pros y los contras de la repoblación y deben marcarse unos objetivos a corto y largo plazo bien claros y evaluables.

Las islas constituyen ambientes donde conviven una serie de plantas y animales que presentan grandes especificidades. Muchas de estas especies, y las interacciones entre ellas, son endémicas, habiendo evolucionado en unos ambientes sumamente particulares, que pueden variar mucho entre archipiélagos e incluso entre islas dentro de un archipiélago.

Aunque los estudios realizados en islas icónicas a escala mundial han identificado algunos patrones generales sobre las interacciones entre especies (en particular, las mutualistas), estamos todavía lejos de comprender bien cómo estas relaciones estructuran y contribuyen al funcionamiento de los ecosistemas insulares. Lo que sí resulta evidente es que su alteración, causada por las crecientes amenazas del cambio global, puede llevar al colapso de las comunidades autóctonas, con la consiguiente pérdida de biodiversidad y una homogenización del medio. Profundizar en el estudio de las interacciones mutualistas sin duda contribuirá al mejor conocimiento de las islas y a elaborar con mayor rigor planes de conservación y manejo de sus ecosistemas singulares y diversos.

PARA SABER MÁS

Biological invasions as disruptors of plant reproductive mutualisms. Anna Traveset y David M. Richardson en *Trends in Ecology and Evolution*, vol. 21, págs. 208-216, 2006.

Secondary seed dispersal systems, frugivorous lizards and predatory birds in insular volcanic badlands. Manuel Nogales et al. en *Journal of Ecology*, vol. 95, págs. 1394-1403, 2007.

Mutualismos planta-animal en islas: Influencia en la evolución y mantenimiento de la biodiversidad. Anna Traveset et al. en *Ecología y Evolución de Interacciones Planta-Animal*, dirigido por Rodrigo Medel et al., págs. 157-180. Editorial Universitaria, Santiago de Chile, 2009.

Conservation and restoration of plant-animal mutualisms on oceanic islands. Ch. N. Kaiser-Bunbury et al. en *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, vol. 12, págs. 131-143, 2010.

Seed dispersal interactions in the Mediterranean region: Contrasting patterns between islands and mainland. Aarón González-Castro et al. en *Journal of Biogeography*, vol. 39, págs. 1938-1947, 2012.

Island biogeography of mutualistic interaction networks. Kristian Trøjelsgaard et al. en *Journal of Biogeography*, vol. 40, n.º 11, págs. 2020-2031, 2013.

Bird-flower visitation networks in the Galápagos unveil a widespread interaction release. Anna Traveset et al. en *Nature Communications*, vol. 8, n.º 6376, págs. 1-6, 2015.

EN NUESTRO ARCHIVO

La selección natural y los pinzones de Darwin. Peter R. Grant en *IyC*, diciembre de 1991.

Lémures de Madagascar. Ian Tattersall en *IyC*, marzo de 1993.

Redes mutualistas de especies. Pedro Jordano y Jordi Bascompte, en *IyC*, septiembre de 2008.